Bonn. zool. Beitr.

Zur systematischen Stellung der Gattungen *Amadina, Lepidopygia* und *Lonchura* (Aves, Estrildidae)

Von

HANS RUDOLF GÜTTINGER

Fachbereich Biologie der Universität Kaiserslautern

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Prachtfinken werden seit Jahrzehnten mit verschiedenen Methoden und Fragestellungen analysiert (z. B. Delacour 1943, Wolters 1957, Morris 1958, Kunkel 1959, Steiner 1960, Immelmann 1962 und Nicolai 1964 und 1969). Seit der Arbeit von Delacour (1943) wird versucht, die Vielzahl von Arten und Gattungen in 3 Hauptgruppen (Triben) zusammenzufassen: 1. Die Estrildae, mit Verbreitungsschwerpunkt in Afrika, 2. die Grasfinken = Poephilae (Mayr 1968), mit Verbreitungsschwerpunkt in Australien und 3. die Amadinae oder Mannikins = Lonchurae (Mayr 1968), mit Verbreitungsschwerpunkt in Südost-Asien. Die Vertreter der 3. Gruppe heben sich im Habitus und durch das Fehlen von leuchtenden bunten Gefiederfarben von den übrigen Prachtfinken deutlich ab. Zu dieser Gruppe werden neben den 28 *Lonchura*-Arten des indo-malayischen Raums auch die afrikanischen Gattungen *Amadina, Euodice, Odontospiza, Spermestes* und *Lepidopygia,* der einzige Prachtfink von Madagaskar, gezählt. Morris (1958) glaubt, daß die asiatischen Lonchuren von aus Afrika eingewanderten Prachtfinken abstammen, während Steiner (1952) annimmt, daß die Stammform der afrikanischen Gattung *Spermestes* aus der orientalischen Region in die äthiopische Region eingewandert ist. Mayr (1968) faßt die im Balg so sehr ähnlichen afrikanischen und asiatischen Arten in einer Gattung *(Lonchura)* zusammen. Aufgrund von Analysen der Lautäußerungen und der Bewegungsweisen glaube ich dagegen (1970), daß die afrikanischen Arten unabhängig von der asiatischen Gattung *Lonchura* aus dem afrikanischen Prachtfinkenstamm entstanden sind.

Zur Klärung dieser Fragestellung soll die Untersuchung über das Verhalten von *Lepidopygia nana* beitragen. Dieser Inselendemit gilt als Relikt mit primitiven Zügen, der möglicherweise in näherer Beziehung zu den asiatischen *Lonchura*-Arten als zu den kontinentalafrikanischen steht (Steiner 1952).

Die Überprüfung, ob die Ähnlichkeit zwischen asiatischen und afrikanischen Prachtfinkengruppen auf einer unabhängig erfolgten Parallelbildung

oder einer näheren phylogenetischen Beziehung beruht, ist nicht nur für den Taxonomen, sondern auch für die Evolutionsforschung und für die Tiergeographie von Interesse.

Herr Doz. Dr. J. Nicolai überließ mir Tonbandaufnahmen und Beobachtungen an *Pytilia*-Arten und sah das Manuskript kritisch durch. Pater Dr. O. Appert, Manja, überließ mir aus seinen langjährigen Beobachtungsaufzeichnungen in Madagaskar die Brutdaten von *Lepidopygia nana*. Herr Dr. H. E. Wolters regte mich durch sein stetes Interesse und kritische Diskussion erneut an, Verwandtschaftsbeziehungen bei Prachtfinken zu untersuchen. Die für die Tierpflege benötigten studentischen Hilfskräfte wurden mit Mitteln bezahlt, die mir die DFG für mein Programm „Gesangslernen" Gü 148/1 gewährte.

I. Haltung der Tiere, Untersuchungsmethoden

Die Prachtfinken wurden während mehrerer Jahre in Volieren beobachtet. Alle Tonbandaufnahmen stammen von gekäfigten Vögeln. Für die Untersuchungsmethoden und über die für andere Fragestellungen gehaltenen Prachtfinkenarten siehe Güttinger und Nicolai (1973).

Tabelle 1. Anzahl der untersuchten Arten

Art	♂	♀	Bruten	Junge
Amadina fasciata	6	5	10	23
Lepidopygia nana	9	13	6	14
Lonchura spectabilis	14	10	11	26
Lonchura oryzivora	2	1	2	8
Lonchura grandis	1	1	—	—
Lonchura caniceps	1	1	—	—
Heteromunia pectoralis	3	3	2	5

II. Verbreitung und Biologie der untersuchten Arten

1. *Lepidopygia nana*

Diese einzige auf Madagaskar vorkommende Prachtfinkenart ist nach Rand (1936) in den Rodungen und Buschsteppen bis in eine Höhe von 1 800 m verbreitet, wo sie paarweise oder in bis zu 20 Individuen starken Trupps auf den Feldern nach Nahrung sucht. Im Mangoky-Gebiet (Appert brieflich) werden von ihr besonders feuchte Gebiete bevorzugt, wo sie in Binsen, Sumpfgräsern und Reisfeldern nach Nahrung sucht. Gelegentlich brütet sie auch auf Kokospalmen inmitten von größeren Siedlungen. Bisher wurden keine in Kolonien stehenden Nester von dieser Prachtfinkenart gefunden. Die Brutzeit erstreckt sich nach Rand im Gebiet von Iotry von Oktober bis Juni. Appert fand dagegen im benachbarten Mangokygebiet ein Nest mit Jungvögeln im Mai, 2 Gelege im Juni und eine Brut im September. Eine Brut aus dem Monat November ist von van Someren (1947) be-

kannt. Allgemein scheint der Fortpflanzungszyklus der madagassischen Vögel, die in Sümpfen und Grasländern brüten, wenig an bestimmte Jahreszeiten gebunden zu sein (Rand).

2. *Amadina fasciata*

Das Vorkommen der Gattung *Amadina* ist auf Afrika beschränkt. Die Bandfinken *(Amadina fasciata)* bewohnen trockene Steppen vom Senegal bis zum mittleren Transvaal. Sie benützen in Ostafrika (van Someren 1945) gern die Nester von verlassenen Weberkolonien *(Sitagra* spec.). Im Gegensatz zu der in der gleichen Weberkolonie brütenden Prachtfinkenart *Euodice cantans*, welche die Eingänge der Webernester verkleinert, beginnen die Bandfinken, ohne das Webernest zu verändern, mit der Brut. Einzelne Paare kleiden die Nestkammer mit Perlhuhnfedern aus. Im Beobachtungsgebiet von van Someren brüteten die Bandfinken von Mai bis August im Gruppenverband. In einer verlassenen Weberkolonie waren mindestens 14 Nester von gleichzeitig brütenden Bandfinken besetzt.

3. *Lonchura spectabilis*

Die Angehörigen der ungefähr 30 Arten umfassenden Gattung *Lonchura* (sensu stricto) leben ausschließlich im südasiatischen und australisch-papuasischen Raum. Das Vorkommen der eingehend untersuchten Pracht- oder Weißbauchnonne *(Lonchura spectabilis)* erstreckt sich über das nördliche Neuguinea und Neubritannien im Bismarck-Archipel. Sie ist sehr unregelmäßig in den Waldrodungen der Eingeborenen verbreitet. Bei *L. spectabilis gajduseki* wurden von Diamond (1972) Schwärme von 30 Individuen beobachtet. Alle von ihm während der Trockenzeit von Mai bis September erlegten Adulttiere zeigten voll entwickelte Gonaden. Jungvögel wurden nach Mitte Juni beobachtet. Die beiden außer *L. spectabilis* untersuchten Vogelarten *(Amaurornis olivaceus* und *Malurus alboscapulatus)* der Grasländer der östlichen Bergregionen von Neuguinea brüten wie die Prachtnonne während der Trockenzeit. Auf der unter dem unregelmäßigen Einfluß des Monsuns stehenden Insel Vuatom von Neu-Britannien (Meyer 1930) brütet die Prachtnonne dagegen gehäuft während der beiden jährlichen Übergangszeiten zwischen dem trockenen Südost- und dem Niederschläge bringenden Nordwest-Monsun. Da nur in den Monaten Januar, Juli und August auf Vuatom keine brütenden Paare beobachtet wurden, wird *Lonchura spectabilis* zu den Arten gezählt, die während des ganzen Jahres brüten. Die Mehrzahl der von Meyer untersuchten Vogelarten zeigen zwei jährliche Brutzeiten.

III. **Das Verhalten der einzelnen Arten**

1. *Lepidopygia nana*

Sozialverhalten:

Diese Art lebt in der Voliere vor allem paarweise; Gefiederkraulen bleibt meistens auf den Geschlechtspartner beschränkt. Gegenüber Artgenossen, aber auch gegen Artfremde, sind die Vögel besonders zur Fortpflanzungszeit äußerst unduldsam. Oft greifen sie ihre Kontrahenten, ohne vorher anzudrohen, im Flug an. Falls der Angegriffene nicht augenblicklich flieht, hackt der Verfolger auf dessen Kopf ein, oder er versucht, den Gegner am Flügelbug zu fassen. ♂ und ♀ kämpfen. Infolge dieser außergewöhnlich hohen Kampfbereitschaft gelingt es nie, mehrere gleichzeitig brü-

Abb. 1: *Lepidopygia nana* (Photo: Mau)

tende Paare in einer Voliere zu halten. Bei keiner bisher von mir beobachteten Prachtfinkenart konnte ich wie bei diesen Raufbolden zwei in der Struktur und Funktion voneinander abweichende Wutlaute beobachten. Der erste, ein weich klingendes *zü*, welches zwischen 7—8 kHz liegt, wird zum Androhen von sitzenden Rivalen verwendet, während eine scharf klingende, in der Tonlage abfallende Rufreihe vor allem während langandauernder Verfolgungsflüge ausgestoßen wird. Das Anheben des dem Gegner abgewandten Flügels, als Droh- und Imponiergeste, wie sie bei *Odontospiza* und *Spermestes* regelmäßig auftritt, konnte ich bei dieser Art nie beobachten, obwohl ich über 500 kämpferische Auseinandersetzungen beobachtet habe.

Fortpflanzungsverhalten:

Lepidopygia singt mit geplustertem Bauchgefieder und dreht den Kopf wie sehr viele Prachtfinken regelmäßig um 30° von einer Seite zur anderen; gleichzeitig pendelt sie mit dem Schwanz. Oft singen die ♂ auch für sich allein, mit einem Nistsymbol im Schnabel. Falls sie ohne Halm im Schnabel singen, wird der Schnabel während einer Gesangsstrophe mehrmals geöffnet und geschlossen. Als Ausdrucksbewegungen der Balz werden bei Prachtfinken weitverbreitete, als ursprünglich gewertete Bewegungsmuster verwendet. Das ♂ singt mit einem Halm oder einer Kokosfaser vor

dem ♀ und beginnt durch Anziehen und Strecken der Fersengelenke singend hochzuschnellen. Paarungswillige ♀ beginnen sich vor dem werbenden ♂ zu ducken und mit dem Schwanz in der Horizontalebene zu vibrieren. Im Gegensatz zu den *Spermestes*-Arten folgt auf die Balzzeremonie regelmäßig eine Kopulation. Während des Balzgesangs des ♂ stoßen die paarungsbereiten ♀ regelmäßig einen Ruf aus, der sehr ähnlich wie ein Alarmruf klingt. Diese Lautäußerungen konnte ich bisher in dieser Situation bei keiner anderen Prachtfinkenart beobachten. Als Kopulationsnachspiel treten regelmäßig heftige Schnabelkämpfe auf, die allmählich in soziales Gefiederkraulen überleiten. In den Verhaltensweisen der Nistplatzsuche, Nestbau und Jungenaufzucht stimmt diese Art mit den bisher untersuchten Prachtfinken überein. Das für die flüggen Jungvögel von *Spermestes* (Güttinger 1970) und von *Stizoptera, Amandava, Ortygospiza* und *Emblema* (Immelmann 1962) typische Flügelstellen konnte ich bei *Lepidopygia* nicht einmal andeutungsweise feststellen.

2. *Amadina fasciata*

Im Gegensatz zu *Lepidopygia* dulden die Bandfinkenpaare auch während des Nestbaus andere Paare in ihrer Umgebung. Es wird nur die unmittelbare Umgebung des Nests verteidigt. Die Paare halten engen Kontakt und kraulen nur ausnahmsweise andere Artgenossen. Nach Erreichen der Selbständigkeit werden die Jungen von ihren Eltern vertrieben.

Die ♀ hören oft aus nächster Nähe dem Gesangsvortrag ihres Partners zu. Unverpaarte ♀ und junge ♂, die zuhören wollen, werden vertrieben. Die Gesangshaltung und Balz der Bandfinken wurde eingehend von Morris (1958) und Kunkel (1959) beschrieben und weicht von den ursprünglichen Bewegungsmustern nur geringfügig ab.

Bandfinken scheinen im Freileben (vgl. S. 220) bevorzugt bereits vorhandene Nester anderer Prachtfinkenarten und Webervögel zu benutzen. Die Feststellung, daß Bandfinken ohne fremde Nester nicht brüten, ist jedoch mit Sicherheit falsch: in meinen Volieren bauten Bandfinken mehrmals freistehende Nester. Falls dem bauenden Paar genügend Federn zur Verfügung stehen, wird das Innere mit einem dicken Federpolster ausgekleidet.

3. *Lonchura*-Arten *(L. spectabilis)*

In den Verhaltensweisen entsprechen sich die von mir während Jahren beobachteten Arten *Lonchura flaviprymna, castaneothorax, spectabilis, caniceps, grandis, maja, malacca* und *oryzivora* weitgehend, während bei *L. punctulata* und *L. striata* in einigen Einzelheiten geringfügige Abweichungen auftreten. Die bei einzelnen Paaren verschiedener *Lonchura*-Arten zu beobachtenden quantitativen Verhaltensunterschiede waren auf

unterschiedliche Motivation zurückzuführen: Nicht nur von Brutzeit zu Brutzeit, sondern auch innerhalb einer Brutperiode können sich bei einem Paar die Häufigkeitsanteile einzelner Bewegungsmuster des Balzverhaltens in beträchtlichem Ausmaß verändern, während der Bewegungsablauf der einzelnen Verhaltensmuster unbeeinflußt bleibt.

Alle mir bekannten *Lonchura*-Arten sind auch zur Brutzeit sehr gesellig und gegen benachbart brütende Artgenossen verträglich. So konnte ich bisher zwischen Lonchuren nie einen Kampf beobachten, der zu Verletzungen führte.

Die Lonchuren verwenden Nistsymbole während der Balz nur in sehr seltenen Ausnahmefällen. Der Balzgesang wird mit Ausnahme von *L. striata* mit nach unten weisendem Schnabel vorgetragen. Bei einzelnen Vögeln bleibt der Schnabel während des ganzen Gesangsvortrags geöffnet, während andere Individuen während des Singens den Schnabel mehrmals öffnen und schließen. Entgegen meiner früheren Behauptung (1970) entstehen die „Knacker", äußerst kurze, vertikale Bande im Spektrogramm (Abb. 2) nicht durch das Schließen des Schnabels.

Im folgenden Verlauf ist die Balz nun sehr variabel: ♂ und ♀ können gemeinsam während längerer Zeit Hochstoßbewegungen ausführen. Falls diese vertikale Bewegung sehr betont wird, treten abwechselnd zu dieser Bewegung intensive Schnabelwischbewegungen auf. Da diese Wischbewegungen immer mit einer tiefen Verneigung gekoppelt sind, nenne ich diese Bewegungselemente „Herabbeugen". Dieser gemeinsam ausgeführte Bewegungsablauf kann direkt oder über Kopfpendeln zur Kopulation überleiten. Bei vielen Balzzeremonien wird das Hochstoßen und Herabbeugen beim ♂ sehr verkürzt und beim ♀ völlig unterdrückt. Bei allen Arten treten regelmäßig intensive Schnabelkämpfe auf, die von fauchenden Wutlauten begleitet sind. Die zuerst von einer feindlichen Auseinandersetzung nicht zu unterscheidende Verhaltensweise geht nach und nach in friedliches Gefiederkraulen über.

Während die ♂ nur in Ausnahmefällen mit Grashalmen balzen, hüpfen die ♀, falls die Initiative von ihnen ausgeht, häufig mit einem Nistsymbol vor ein ♂ hin, um hochzuschnellen. Auf diese Aufforderung hin beginnen die ♂ oft zu singen und die Zeremonie kann sich in der bereits beschriebenen Weise fortsetzen.

Zusätzlich zu diesen Balzelementen führt das ♂ von *L. striata,* während es sich dem ♀ hüpfend nähert, wiederholte Körperdrehungen aus, so daß es ihm bald die rechte, bald die linke Körperseite zudreht.

Abweichend von den bisher besprochenen Lonchuren führt *Heteromunia pectoralis* ein sehr ursprüngliches Bewegungsmuster aus, das als Ausnahme unter den Prachtfinken nicht von einem Gesangsvortrag begleitet ist. Das ♂

hüpft, wie z. B. der afrikanische Tropfenastrild *(Hypargos niveoguttatus)*, am Boden mit einer Feder oder Grasrispe im Schnabel dem ♀ nach, während es gleichzeitig immer wieder den Kopf um 40—70° über die Horizontalebene in die Höhe streckt, so daß der Schnabel im Extremfall senkrecht nach oben zeigt. Entsprechende Kopfbewegungen, die ich „Kopfhochwerfen" nenne, scheinen bei den vorher besprochenen *Lonchura*-Arten zu fehlen, während sie bei den afrikanischen und bei einigen australischen Prachtfinkenarten (z. B. *Bathilda)* weit verbreitet sind. Während das ♂ mit weit aufgefächertem Schwanz um das ♀ hüpft, treten regelmäßig neben den Hochstoßbewegungen auch Pickbewegungen am Boden auf. Auf diese Zeremonie kann eine Kopulation folgen. Nach der Kopulation fliegen die Paare oft zum Nest. Neben dieser verbreiteten Balz tritt bei *Heteromunia* vor und während des Nestbaus regelmäßig eine weitere Zeremonie auf, zu der sich bei den mir bekannten Prachtfinkenarten keine Parallelen finden: Fest verpaarte Partner beginnen mit einander zugedrehten Schwänzen weitgehend synchron nebeneinander am Boden zu picken. Kleine Steine heben die Vögel kurz auf und lassen sie sofort wieder fallen. Auf dieses Ritual folgt nie eine Kopulation. Während des Nestbaus verfolgen die ♂ ihre ♀ regelmäßig längere Zeit im Flug, um sie kurz danach in das Nest einzulocken. Entsprechende Verhaltensweisen, wenn auch in einem höheren Ritualisierungsgrad, treten auch während des Nestbaus bei den meisten *Erythrura*-Arten auf.

IV. Lautäußerungen

Die Analyse der Lautäußerungen von *Lepidopygia* und *Amadina fasciata* soll Hinweise liefern, ob diese Arten mit den asiatischen Lonchuren oder mit den afrikanischen Prachtfinken näher verwandt sind. Die Lautäußerungen der Prachtfinken sind unter vergleichenden Gesichtspunkten bereits eingehend untersucht, so daß wir einen guten Einblick über ihre Vielfalt besitzen. Nicolai (1964) und Payne (1973) untersuchten die Übereinstimmungen in den Lautmustern zwischen den Witwen und ihren Wirten (Prachtfinkengattungen *Lagonosticta, Granatina* und *Pytilia)*. Güttinger und Nicolai (1973) versuchten zu klären, inwieweit Rufstrukturen Aussagen über Verwandtschaftsbeziehungen erlauben; in verschiedenen nicht näher miteinander verwandten Gattungen treten unabhängig voneinander ähnlich gebaute Rufe auf, so daß den Rufen als systematisches Merkmal keine generelle, in allen Gattungen gleich zu wertende Bedeutung zukommt.

Güttinger (1970) verglich die Lautäußerungen der afrikanischen Gattungen *Spermestes, Odontospiza* und einiger asiatischer *Lonchura*-Arten: Die *Odontospiza-Spermestes*-Gruppe (Güttinger 1970, Abb. 13) und *Lagonosticta senegala* (Nicolai 1964) zeigen abweichend von den bisher untersuchten *Lonchura*-Arten und der Mehrzahl der bisher untersuchten Pracht-

finken, z. B. *Zonaeginthus oculatus* (Landolt et al. 1975), einen zweisilbigen Bettelruf.

Auch in den Kontaktrufen lassen sich Unterschiede zwischen den afrikanischen Gattungen und den mir bekannten *Lonchura*-Arten nachweisen: Bei den meisten afrikanischen Prachtfinkenarten (vgl. Abb. 1 in Güttinger und Nicolai 1973) liegen die Rufe in einer recht hohen Tonlage (6—8 kHz), während bei den mir bekannten *Lonchura*-Arten folgende zwei Typen von Rufmustern verbreitet sind: 1. hart klingende, oberfrequenzenreiche Rufe mit weitem Frequenzbereich (1—8 kHz). 2. Rufe mit einem sehr engen Fre-

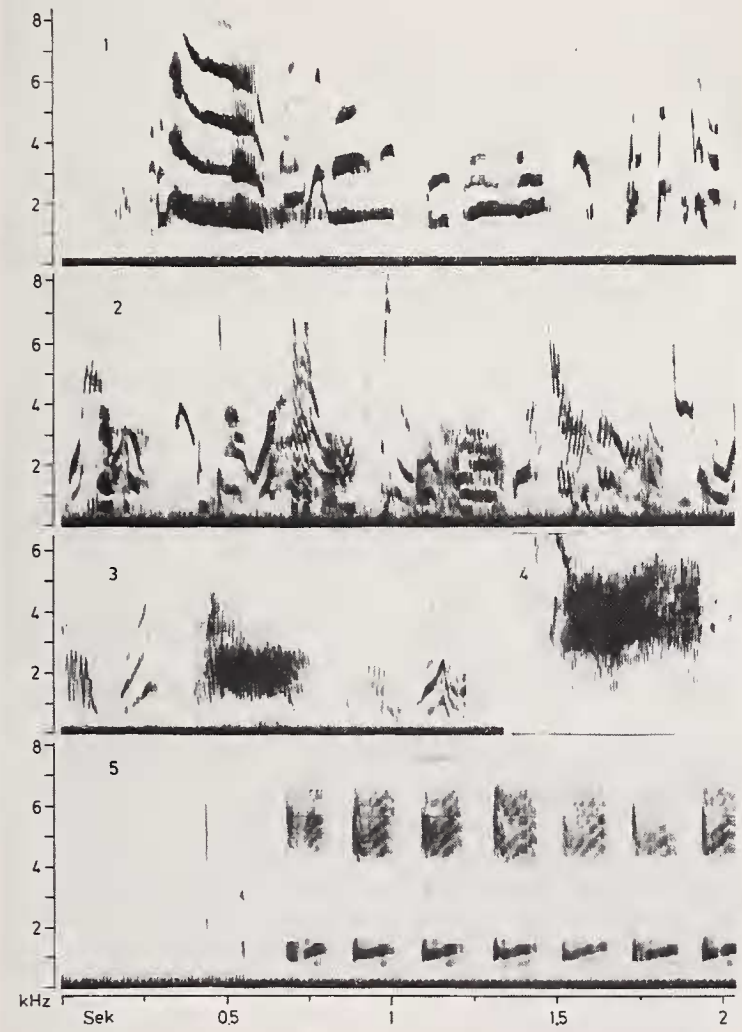

Abb. 2: Gesänge: 1 = *Lepidopygia nana*, 2 und 3 = *Amadina fasciata*, 2 = Gesangsausschnitt eines ♂, 3 = vollständiger Gesang des ♀, 4 = entsprechende Elementstruktur von *Pytilia hypogrammica*, 5 = Gesangsbeginn von *Lonchura castaneothorax* (Wildfang aus Neuguinea).

quenzbereich (0,5 kHz) mit keinen oder nur wenigen Oberfrequenzen. Diese Rufe liegen in einer mittleren Tonhöhe (4—6 kHz). Bei den mir bekannten *Lonchura*-Arten treten in den Details der Rufmuster (exakte Lage der Oberfrequenzen, Frequenzverlauf) große individuelle Unterschiede auf.

Die Gesänge der *Odontospiza-Spermestes*-Gruppe und die von *Euodice* zeigen keinen einheitlichen Aufbau. Die Mehrzahl mir bekannter Gesänge von afrikanischen Prachtfinkenarten ist gekennzeichnet durch eine enorme Vielgestalt von Elementstrukturen. Längerandauernde Wiederholungen von identischen Lauteinheiten innerhalb einer Gesangsstrophe sind mir unter den afrikanischen Prachtfinken nur von *Spermestes cucullatus* und *Nigrita fusconata* bekannt. Für die Gesänge der asiatischen *Lonchura*-Arten sind dagegen 1—3 sec andauernde Wiederholungen (Abb. 2 : 5) eines Elementtypes charakteristisch. Diese Elemente sind reich an Oberfrequenzen (bis 18 Oberfrequenzen, Abb. 2). Als weitere Eigentümlichkeit werden die meisten Lonchurengesänge durch „Knacker" (Abb. 2) eingeleitet, während 1—2 sec andauernde Laute (Legatoelement) für die Schlußstücke typisch sind. „Knacker" finden sich auch in den Gesängen mit den Lonchuren nicht näher verwandter afrikanischer Prachtfinken (z. B. *Cryptospiza, Granatina, Hypargos* und bei *Ortygospiza atricollis,* sowie gelegentlich bei *Spermestes cucullatus* und *Sp. fringilloides).* Während die Charakterisierung der für die Gattung *Lonchura* typischen Gesangsmerkmale leicht fällt, ist es für die mir bekannten einzelnen Arten dieser Gattung nicht möglich, arttypische Gesangsmerkmale zu nennen. In den Gesängen von *L. castaneothorax* und *L. malacca,* die aus verschiedenen Fanggebieten stammen, finden sich keine Elementtypen, die einen identischen oder ähnlichen Frequenzverlauf aufweisen. Im Gruppenverband aufgewachsene ♂ von *Lonchura spectabilis* und *L. punctulata* (Güttinger 1973) singen dagegen nicht nur übereinstimmende Elemente, sondern auch identische Elementfolgen.

Die Bettelrufe von *Lepidopygia* zeigen im Gegensatz zu den Vertretern der Gattungen *Odontospiza* und *Spermestes* einen einsilbigen Aufbau. Das Frequenzmaximum liegt deutlich höher (7 kHz) als bei den Bettelrufen von *L. spectabilis* (5 kHz) und *L. flaviprymna* (3—4 kHz). Ähnlich gebaut wie die Bettelrufe sind auch die Kontaktrufe (Abb. 3); isoliert gehaltene Individuen locken mit einem zweiteiligen Ruf nach Artgenossen. Der erste Teil dieses Rufes besteht aus einem sehr kurzen Laut, der ähnlich wie viele Alarm- und Erregungsrufe gebaut ist, während der zweite längere Teil aus einer einzigen, im Frequenzverlauf rasch wechselnden, Grundfrequenz besteht. Im Frequenzverlauf des zweiten Teils treten größere individuelle Unterschiede auf. Bei allen untersuchten Individuen steigt die Frequenz zu Beginn sehr rasch von 4 auf 7,5 kHz an und fällt dann mit mehreren Tonlagesprüngen allmählich ab. Ähnlich gebaute Distanzrufe sind auch von *Euodice* (vgl. Abb. 15 in Güttinger 1970) bekannt.

Eine Besonderheit des Lautinventars von *Lepidopygia* ist die Ausbildung eines Warnrufes, der bei den Vertretern der Gattungen *Odontospiza, Spermestes* und *Lonchura* fehlt (Abb. 3). Die Gesänge von *Lepidopygia* sind leise (Abb. 2) und bestehen aus kurzen, 2—3 Sekunden dauernden festen Strophen, die während der Balz ohne Pause mehrmals nacheinander wieder-

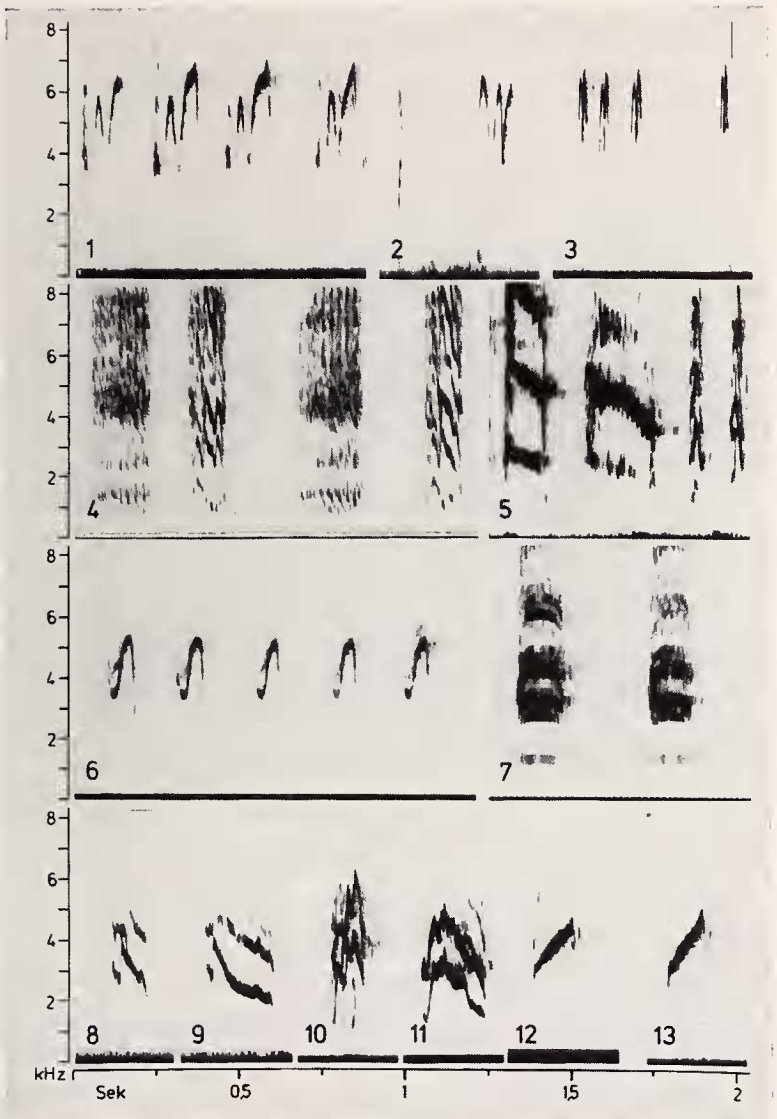

Abb. 3: Rufe: 1—3 = Rufe von *Lepidopygia nana,* 1 = einsilbiger Bettelruf, 2 = Kontaktrufe, 3 = Erregungs- und Warnrufe, 4—7 = Bettelrufe, 4 = zweisilbiger Bettelruf von *Amadina fasciata,* 5 = zweisilbiger Bettelruf von *Pytilia afra,* 6 = einsilbiger Bettelruf von *Lonchura spectabilis,* 7 = einsilbiger Bettelruf von *Heteromunia pectoralis,* 8—12 = individuelle Variabilität des Kontaktrufs bei *Amadina fasciata,* 8—9 = interindividuelle Variation, 10—12 = individuelle Unterschiede bei drei ♂, 12 = Kontaktruf eines artfremden, von Ammen aufgezogenen ♂, 13 = Kontaktruf des Pflegevaters *(Lonchura striata).*

holt werden können. Diese Gesangsstrophen sind im Aufbau deutlich von Gesängen der *Lonchura*-Arten zu unterscheiden; längere rhythmische Wiederholungen des gleichen Elementtyps fehlen. Verbreitet sind Gesangselemente mit unregelmäßigem, sehr abwechslungsreich gestaltetem Frequenzverlauf. Entsprechend gebaute Laute sind bei den mir bekannten Lonchuren sehr selten. Bei keinem ♂ konnten jemals „Knacklaute" als Gesangseinleitung beobachtet werden. Aufgrund der Lautäußerungen steht die kleine Prachtfinkenart von Madagaskar weder in besonders naher Beziehung zu den Lonchuren noch zu den kontinental-afrikanischen *Spermestes*-Arten.

Die Bettelrufe von *Amadina fasciata* (Abb. 3) zeigen wie die Rufe der *Odontospiza-Spermestes*-Gruppe und einiger *Pytilia*-Arten oft, aber nicht immer, einen zweisilbigen Aufbau. Wie bei *Spermestes fringilloides* und *S. cucullatus* ist der Frequenzverlauf stark moduliert (Zickzack-Struktur im Spektrogramm). Bei den Bettelrufen von *Pytilia afra* (Abb. 3) finden wir einen sehr ähnlichen, die Klangfarbe bestimmenden Ruffeinbau, während entsprechende Strukturen bei den bisher untersuchten *Lonchura*-Arten nicht auftraten.

Die Kontaktrufe von *Amadina fasciata* klingen dem Schilpen der Haussperlinge sehr ähnlich. Im Spektrogramm ist der in seiner Länge je nach Erregungsgrad sehr variable Ruf aus einer unregelmäßig zwischen 3—7 kHz auf und absteigenden Grundfrequenz aufgebaut (Abb. 3): Dieser Ruf zeigt beträchtliche individuelle Unterschiede (vgl. 8 bis 12 in Abb. 3). Während durch Ammenaufzucht bei den bisher untersuchten 15 Prachtfinkenarten (Güttinger und Nicolai 1973) keine Beeinflussung des arttypischen Rufmusters durch das artfremde Vorbild (Japanisches Mövchen) festgestellt wurde, übernahmen die beiden Jungen von einer der 6 von Mövchen aufgezogenen Bandfinkenbruten das Rufmuster von ihren Pflegeeltern (Abb. 3, 12). Der Gesang der Bandfinken-♂ hat einen außergewöhnlichen Klangcharakter: Der leise Gesang klingt wie das unregelmäßige Ächzen von Rädern. Das Spektrogramm (Abb. 2) zeigt einen sehr komplizierten Gesangsaufbau: Die Gesangsstrophe ist im Gegensatz zu den Lonchuren nicht durch Pausen gegliedert. Mehrfache Wiederholungen einer identischen Lautstruktur fehlen. Einzelelemente sind nur schwer erkennbar; kurzen, nur wenige msec dauernden Elementtypen mit weitem Frequenzspektrum (1—8 kHz) folgen ohne längere Pausen längere Elementtypen.

Geschlechtsreife ♂ singen nur einen Strophentyp. Die ♂ und ♀ von *Amadina fasciata* singen während der Jugendzeit ungefähr gleich häufig. Bei afrikanischen Prachtfinkenarten der Gattungen *Pytilia, Granatina, Hypargos* und *Spermophaga* werden regelmäßig singende ♀ beobachtet. In allen mir bekannten Fällen erreicht die Gesangsdifferenzierung der ♀ nur

eine niedere Stufe. Bei *Odontospiza, Spermestes, Euodice* und *Lonchura* konnte ich nie singende ♀ beobachten.

Der Jugendgesang von *Amadina* besteht aus länger andauernden (bis 0,8 sec), sehr variablen Lauten, welche sie in wechselnder Lautstärke in unregelmäßigen Abständen singen. Kurze, rasch aufeinander folgende Lautfolgen fehlen. Im Spektrogramm werden diese knarrenden Laute als eine schwach strukturierte Fläche im Bereich von 1—6 kHz aufgezeichnet. Im 3. Lebensmonat werden in diesen Knarrlauten rasche Frequenzwechsel erkennbar. Entsprechende Gesangselemente sind aus den Gesängen von *Pytilia hypogrammica* (Abb. 2, 4), *P. melba* und *P. phoenicoptera* (Payne 1973) bekannt.

Während sich die Gesänge der Bandfinken-♂ im Laufe des 3. Monats weiter differenzieren, bleiben die Gesänge der ♀ auf dieser Entwicklungsstufe stehen (Abb. 2, 3). Im Gegensatz zu den Gesängen der geschlechtsreifen ♂ behalten die ♀ zeitlebens eine hohe Variabilität bei: In aufeinanderfolgenden Gesängen ist die Elementfolge oft ähnlich, nie aber starr wie bei der viel abwechslungsreicher gegliederten Strophe des ♂. Nach der Verpaarung singen die ♀ nur noch selten. Stirbt ein ♂ weg oder werden die ♀ von ihren Partnern getrennt, so beginnen die ♀ innerhalb von wenigen Stunden zu singen. Einige ♀ singen in den Volieren regelmäßig, während ihr ♂ brütet.

Zwischen den Lautäußerungen der mir bekannten *Lonchura*-Arten und *Amadina fasciata* bestehen keine näheren Übereinstimmungen. Überraschende Gemeinsamkeiten in mehreren Merkmalen treten dagegen zwischen *Amadina* und einigen *Pytilia*-Arten in bezug auf die Bettelrufe und auf die Gesänge der ♀ auf.

V. Zur Verhaltensentwicklung

Vergleichende Untersuchungen über die Verhaltensentwicklung geben Hinweise auf artspezifische Unterschiede im sexuellen Reifungsprozeß. Es wird angenommen, daß sich der Zeitplan der Gonadenentwicklung an die ökologischen Bedingungen im Brutgebiet angepaßt hat (vgl. Immelmann 1962). Bei den bisher untersuchten Prachtfinken scheint besonders der Abschluß der Gesangsentwicklung eng mit der sexuellen Reifung korreliert: Zebrafinken-♂, die bereits am 70. Lebenstag die Fortpflanzungsfähigkeit erlangen, können nach dem 80. Lebenstag keine neuen Gesangselemente in ihre Gesangsstrophen mehr einbauen (Immelmann 1969), während der Muskatfink *(Lonchura punctulata),* der erst zwischen dem 150. und dem 200. Lebenstag die Geschlechtsreife erlangt (Sossinka 1975), bis mindestens zum 150. Lebenstag neue Strukturen in seine Gesangsmuster einbauen kann (Güttinger 1973).

Von den hier eingehend untersuchten drei Prachtfinkenarten erreicht *Amadina fasciata* (Abb. 4) als erste zwischen dem 120. und dem 150. Lebenstag die Geschlechtsreife. Ungefähr 2 Wochen nach dem Ausfliegen, zwischen dem 35. und dem 40. Lebenstag, beginnen die noch unselbständigen Jungvögel ächzende und knarrende Gesänge zu singen (vgl. auch S. 228). Die Mehrzahl der von mir gezüchteten Bandfinken-♂ begann nach dem 60. Lebenstag bestimmte ♀ anzubalzen. Die früheste endgültige Paar-

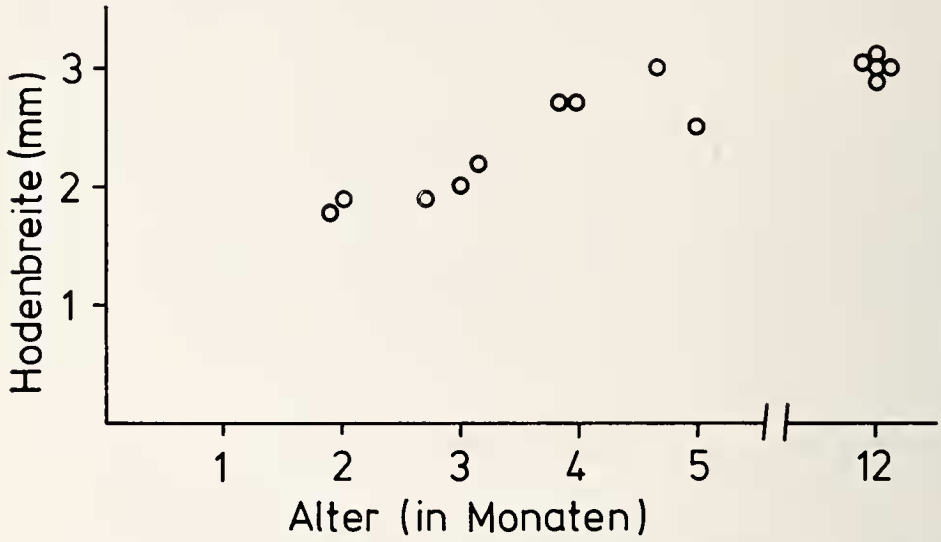

Abb. 4: Änderung der Hodenbreite im Laufe der Ontogenese bei *Amadina fasciata*.

bildung wurde am 70. Lebenstag beobachtet. Nach dem 80. Lebenstag treten regelmäßig vollständige Kopulationen auf. Am 100. Lebenstag sind alle ♂ verpaart. Gleichzeitig beginnen die Paare Nistplätze zu verteidigen und neue Nester zu bauen. Zu diesem Zeitpunkt ist das Jugendgefieder noch nicht vermausert. Ein Paar brütete im Alter von 140 Tagen. Obwohl alle 3 im Alter von 130 Tagen histologisch untersuchten Hoden bereits Spermien enthielten, schreiten die meisten Paare in der Voliere nicht vor dem 6. Lebensmonat zur Brut.

Junge *Lepidopygia* können bereits zwischen dem 70. und dem 80. Lebenstag in der Singhaltung der Adultvögel kurze Gesänge singen, die sich nicht von den Gesängen der Adultvögel unterscheiden. Nach dem 100. Lebenstag balzen die ♂ gerichtet bestimmte ♀ an. Vollständige Kopulationen wurden vom 115. Lebenstag an beobachtet. Alle beobachteten Vögel versuchten sich zwischen dem 110. und dem 180. Lebenstag zu verpaaren, während sie gleichzeitig weiterhin den Kontakt zu anderen Artgenossen

suchten. Während dieser Zeitspanne ist die Paarbindung noch nicht fest, so daß Umpaarungen regelmäßig auftreten. Nach dem Erreichen des 200. Lebenstags werden die Paare so unverträglich, daß es auf die Dauer nicht gelingt, mehrere Paare gleichzeitig in einer Voliere zu halten; ♂ und ♀ jagen, nachdem sie eine feste Paarbindung eingegangen sind und mit dem Nestbau beginnen, nicht nur ihre Nestgeschwister, sondern oft auch ihre Eltern bis zur völligen Erschöpfung. 3 Paare unternahmen zwischen dem 230. und dem 270. Lebenstag ihren ersten Brutversuch.

Bei der in Neuguinea zur Trockenzeit (S. 220) brütenden Prachtnonne *(Lonchura spectabilis)* nimmt die Verhaltensentwicklung die längste Zeitspanne in Anspruch. Während die ♂ des nahe verwandten Muskatfinken *(L. punctulata)* bereits vom 50. Lebenstag an zu singen beginnen (Güttinger 1973), setzte der Jugendgesang bei den untersuchten ♂ der Prachtnonne erst nach dem 80. Lebenstag ein. Der Gesang ist zu diesem Zeitpunkt so leise, daß ich das Singen nur an der typischen Singhaltung, dem abwärtsweisenden, weit geöffneten Schnabel erkenne. Nach dem 100. Lebenstag sind die ersten von Vorbildern stammenden Gesangselemente erkennbar. Zwischen dem 130. und dem 160. Lebenstag geht der in Länge und Einzelstrukturen zunächst sehr variable Gesang allmählich in eine stereotype Lautfolge über. Vollständige Kopulationen, mit Vorspiel, Ansingen und ritualisierten Schnabelkämpfen als Nachspiel, beobachtete ich nie vor dem 150. Lebenstag. Nach diesem Zeitpunkt schließen sich einzelne ♂ und ♀ zu festen Paaren zusammen, während bei der Mehrzahl der beobachteten Prachtnonnen Anzeichen einer Paarbindung erst zwischen dem 250. und dem 360. Lebenstag zu beobachten sind. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen Arten bleibt die Prachtnonne auch während der Fortpflanzungszeit sehr gesellig und verteidigt nur die unmittelbare Umgebung des Nestes.

VI. Rachenzeichnungen und Bedunung der Nestlinge

Bei den Prachtfinken werden zwei Grundmuster der Rachenzeichnung der Nestlinge unterschieden: Das als ursprünglich gewertete Fünfpunktmuster (Abb. 5 A) und das Hufeisenmuster (Abb. 5 D) (Delacour 1943 und Steiner 1960). Für die Lonchurenverwandten schien das Hufeisenmuster charakteristisch. Von den von Delacour zu den Lonchuren gezählten Prachtfinkenarten zeigen nur die beiden *Amadina*-Arten ein Fünfpunktmuster (Abb. 5) im Oberschnabel, während die Rachenunterseite durch eine intensive Schwärzung gekennzeichnet ist. Ein entsprechendes Färbungsmusters des Rachens finden wir unter den bisher untersuchten Prachtfinken nur noch bei den afrikanischen *Pytilia*-Arten (vgl. Abb. 8 in Nicolai 1969).

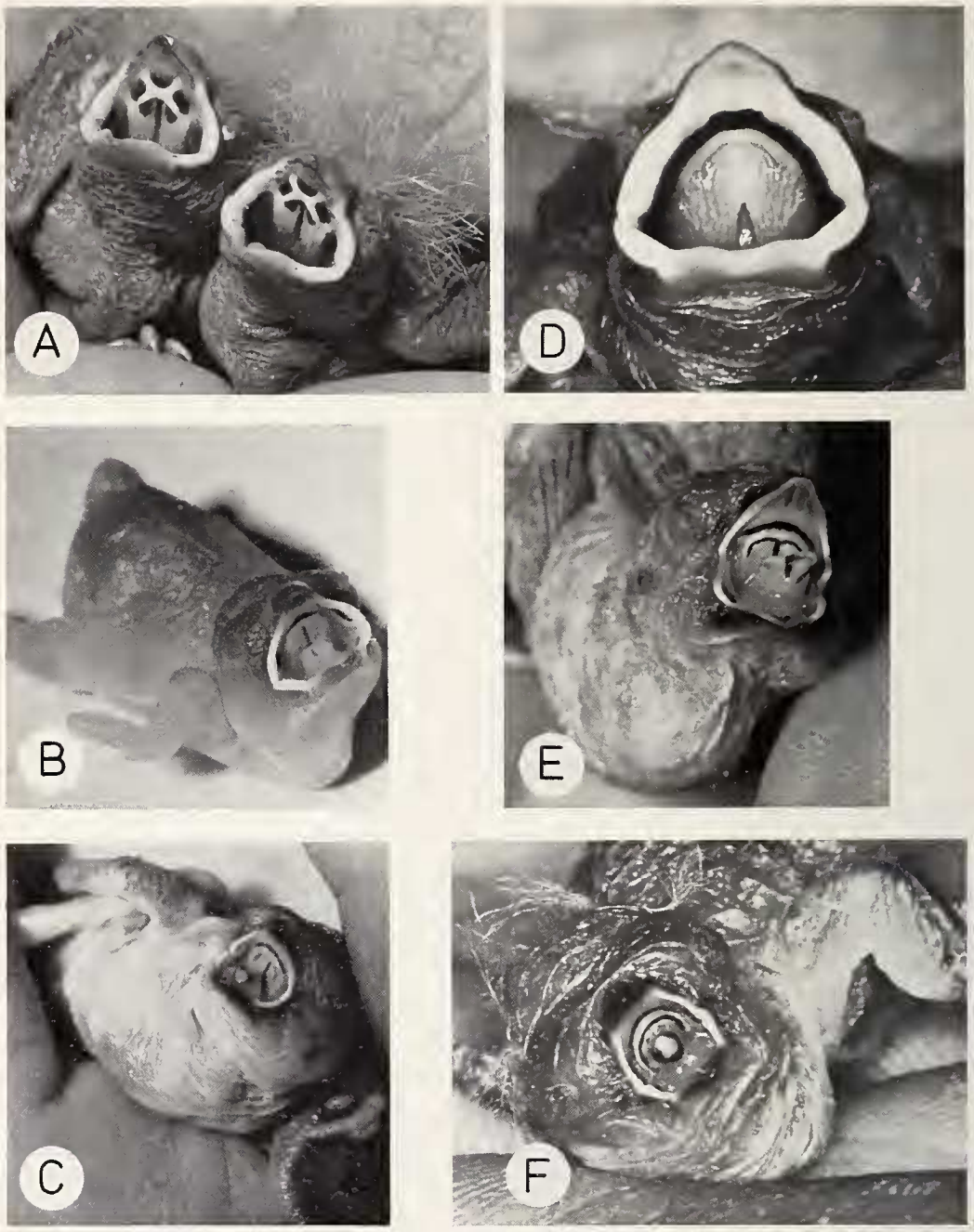

Abb. 5: Rachenzeichnung der Nestlinge: A) *Amadina fasciata* (Fünfpunktmuster), B) *Lepidopygia nana* (Reduktion des Fünfpunktmusters bei gleichzeitiger Streckung und Vergrößerung des mittleren Punktes), C) *Lonchura spectabilis* (äußeres Hufeisen, mediallaterale Gaumenpunkte vergrößert), D) *Euodice malabarica* (äußeres Hufeisen), E) *Heteromunia pectoralis* (Doppelhufeisen), F) *Spermestes cucullatus* (Doppelhufeisen).

Durch Strecken der beiden oberen seitlichen Flecken entstand bei *Lepidopygia nana* (Abb. 5 B) ein Muster, das als Übergangsform zwischen Fünfpunkt- und Hufeisenmuster gewertet werden könnte (Steiner 1960). Bei *Euodice* verschmelzen die Pigmentansammlungen am oberen äußeren Gaumenring mit der Zeichnung im Unterschnabel zu einem Ring, so daß ein breites äußeres Hufeisenmuster entsteht (Abb. 5 D). Viele *Lonchura*-Arten zeigen eine weitere Entwicklungstendenz, die Entwicklung zum Doppelhufeisen. Bei *Lonchura spectabilis* (Abb. 5 C), *L. malacca, L. flaviprymna, L. striata* und *L. leucogastra* (Steiner 1960) beginnen sich auf der Innenseite des Gaumenrings die Pigmentzellen der beiden Punkte (mediolaterale Gaumenpunkte) entlang des Wulstes auszubreiten. Die von mir gezüchteten *Lonchura*-Arten zeigen keine großen artspezifischen Unterschiede in der Rachenzeichnung. Bei der zu den Lonchuren gerechneten *Heteromunia pectoralis* und bei den *Spermestes*-Arten ist der Gaumenwulst von einem äußeren und inneren Pigmentstreifen umgeben (Abb. 5 E). Im Unterschied zu den Hufeisenmustern der *Spermestes*-Arten ist die sehr ähnliche Zeichnung bei der australischen *Heteromunia* nicht halbkreis-, sondern hufeisenförmig. Die Beobachtung, daß bei einer australischen Prachtfinkenart, die mit Sicherheit zu den besprochenen afrikanischen Prachtfinken keine sehr nahen Verwandtschaftsbeziehungen aufweist, eine weitgehend entsprechende Rachenzeichnung vorkommt, zeigt, daß die Tendenz zur Ausbildung eines Hufeisenmusters in mehreren, nicht näher miteinander verwandten Prachtfinkengruppen ausgebildet ist, so daß die Rachenzeichnungen keineswegs als besonders günstiges systematisches Merkmal verwendet werden können. Die Entwicklungstendenz vom Fünfpunkt- zum Hufeisenmuster finden wir auch in anderen Gattungen *(Poephila, Bathilda, Aidemosyne;* Steiner 1960) und bei einigen *Zonaeginthus*-Arten (Landolt et al. 1975). Die Annahme von Steiner, daß die Rachenzeichnung von *Euodice* dem Hufeisenmuster der *Lonchura*-Arten entspricht, konnte durch histologische Untersuchungen (Glatthaar et al. 1971) nicht bestätigt werden; bei *Euodice* ist die Zelldichte in den pigmentierten Arealen im Gegensatz zu *Lonchura* signifikant höher als im umliegenden Gewebe.

Während die Rachenzeichnungen für die Bewertung der Verwandtschaftsbeziehungen der Prachtfinken sehr eingehend analysiert wurden, blieben die unterschiedliche Bedunung und die Bettelstellungen der Nestlinge unbeachtet. Wie die Mehrzahl der afrikanischen Prachtfinken, z. B. *Pytilia, Lagonosticta, Granatina* und *Amandava* (Nicolai mündl.) zeigen auch die Nestlinge der *Spermestes*-Arten, die von *Amadina* (Abb. 6) wie auch die des australischen Zebrafinken (Immelmann 1962) eine auffällige Bedunung der Kopfregion, während die Nestlinge von *Euodice, Lepidopygia, Chloebia, Erythrura* und *Lonchura* während der ersten Nestlingszeit vollständig nackt sind.

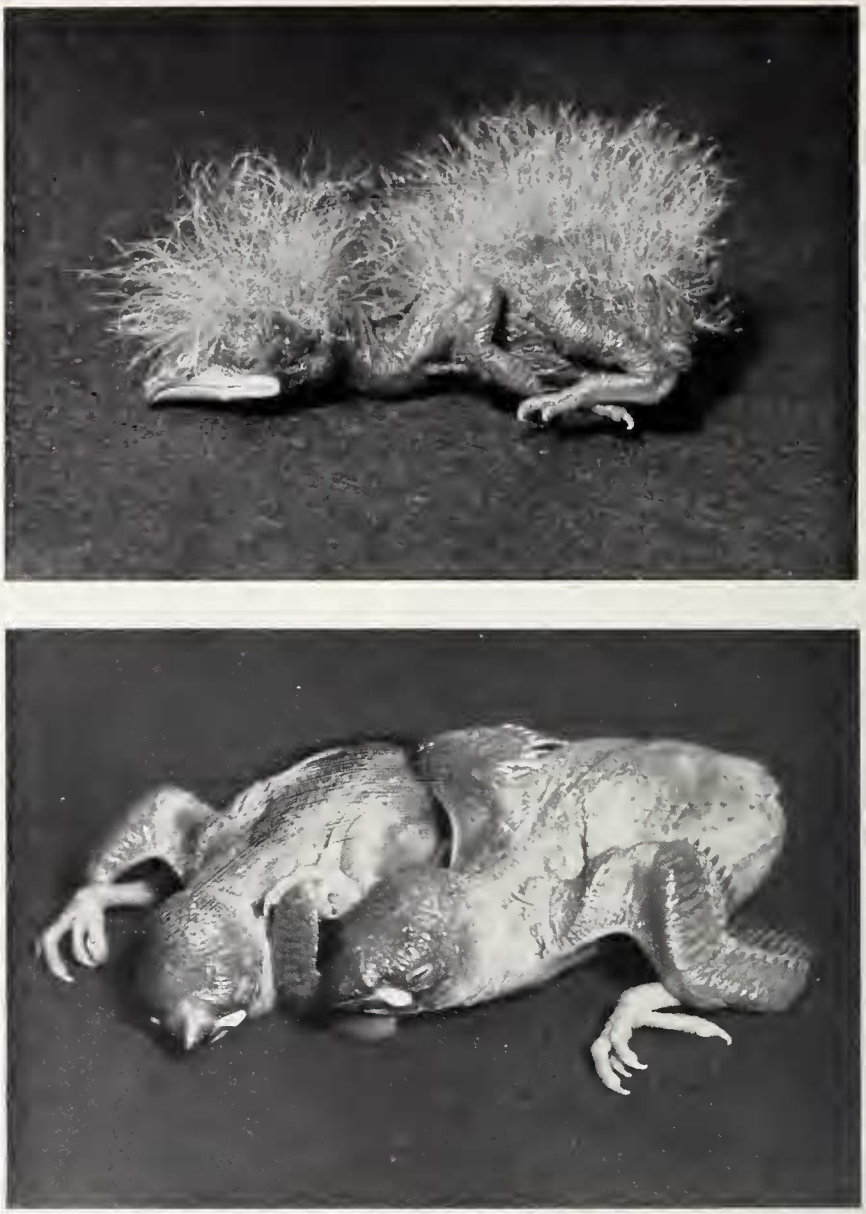

Abb. 6: Bedunungsmuster: Oben *Amadina fasciata*, unten *Lonchura oryzivora*.

Besonders groß sind die Unterschiede zwischen den *Lonchura*-Arten (Abb. 6 b) und *Amadina fasciata* (Abb. 6 a). Die afrikanischen *Pytilia*-Arten (vgl. Abb. 5 A mit Abb. 18 in Nicolai 1964) und *Amadina fasciata* zeigen nicht nur eine entsprechende Rachenzeichnung im Gaumen, eine dunkel pigmentierte Auskleidung des Unterschnabels, sondern auch ein übereinstimmendes Bedunungsmuster und eine dunkle Hautpigmentierung. Entsprechend dunkel pigmentierte Nestlinge sind mir von keiner anderen Prachtfinkenart bekannt.

Die Mehrzahl aller bisher untersuchten Prachtfinken zeigt ein von den übrigen Singvögeln abweichendes Bettelverhalten (Nicolai 1964): sie drehen im Nest den Kopf um 90 bis 160°, so daß die Öffnung des Sperrachens schräg nach oben weist; gleichzeitig pendelt der Kopf hin und her. Bei *Amadina fasciata* und bei *Euodice* ist die Zunge des bettelnden Jungvogels für den Beobachter nur schwer sichtbar; bei *Pytilia* (mit Ausnahme von *P. melba)* wird die Zunge stark angehoben und stößt an den Gaumen. Bei *Lepidopygia* und bei den von mir gezüchteten *Lonchura*-Arten wird die Zunge während des Bettelns angehoben. Über besonders auffällige Bettelbewegungen verfügen die *Spermestes*-Arten (Abb. 5 F) und *Heteromunia pectoralis* (Abb. 5 E). Diese Arten pendeln mit angehobener Zunge.

VII. Diskussion

1. Allgemeines

Die Bewertung der phylogenetischen Beziehungen zwischen verschiedenen Prachtfinkenformen wird durch die Tatsache sehr erschwert, daß übereinstimmende Merkmale in verschiedenen Prachtfinkenlinien unabhängig voneinander entwickelt wurden (Güttinger 1970). Aus der Palaeontologie sind zahlreiche Fälle von entsprechender Parallelevolution bekannt. Einzelne Organsysteme können in verschiedenen Linien in unterschiedlichen Erdepochen unabhängig voneinander eine entsprechende Differenzierungshöhe erreichen (Simpson 1969).

Um Parallelbildungen von Merkmalen zu unterscheiden, die während einer gemeinsamen Phylogenese erworben wurden, muß die Evolutionsforschung versuchen, möglichst viele Eigenschaften der Lebewesen zu erfassen.

Parallele Merkmalsveränderungen scheinen während der Radiation von Vogelgruppen regelmäßig aufzutreten: Durch die Untersuchungen von Kaltenhäuser (1971) wird gezeigt, daß die artspezifischen Unterschiede im Balzmuster der Schwimmenten hauptsächlich durch den Verlust einzelner Bewegungsmuster und nicht durch Einbau von neuen Elementen entstehen.

Ähnliche Verhältnisse finden wir bei den Prachtfinken. Das Grundmuster der Prachtfinkenbalz ist weitverbreitet. Bei einzelnen Arten oder Gattungen werden bestimmte Bewegungsmuster seltener oder sind völlig reduziert. Mit Ausnahme des Jagdfluges einzelner *Erythrura*-Arten (vgl. Güttinger 1972) und des Zungenpendelns der *Spermestes*-Arten hat keine mir bekannte Prachtfinkengruppe neue Elemente in das weitverbreitete Balzmuster eingebaut. Bei den Arten mit reduzierten, ritualisierten Balzmustern lassen sich nicht selten während der Jugendentwicklung und während der Paarbildung von anderen Arten bekannte Balzelemente beobach-

ten. Besonders häufig treten diese als ursprünglich gewerteten, im normalen Verhalten der Art fehlenden Balzelemente bei ♀, die während längerer Zeit isoliert gehalten wurden, auf.

2. Klassifikation der untersuchten Arten

a) *Amadina*

Die Gattung *Amadina* wird von Delacour (1943) zwischen die in Java beheimatete Gattung *Padda* und die in Australien und Asien beheimatete Gattung *Lonchura* gestellt. Delacour weist aber gleichzeitig darauf hin, daß die nur in Afrika verbreitete Gattung *Amadina* in Rachenzeichnung und Jugendkleid sich von den asiatischen Prachtfinken auffällig unterscheidet. Obwohl Steiner (1960) sehr detailliert auf die Gemeinsamkeiten in den Gefiedermustern der Adultvögel und in den Rachenzeichnungen zwischen den beiden afrikanischen Gattungen *Pytilia* und *Amadina* hingewiesen hatte, wurden die beiden in Peters' „Check-list of Birds of the World" in verschiedene Tribus (Estrildae bzw. Lonchurae) gestellt.

Amadina fasciata zeigt (Tab. 2) ein Balzmuster, wie es für die meisten afrikanischen Prachtfinken, nicht aber für *Padda* und *Lonchura* typisch ist. Übereinstimmungen mit den *Pytilia*-Arten und Abweichungen von den sehr einheitlichen Lonchuren finden wir in folgenden Merkmalen: Geschlechtsdimorphismus, Bedunung und dunkle Hautfärbung der Nestlinge, Rachenzeichnung, Jugendgefieder, Gesang der ♀ und Bettelruf der Jungvögel. Alle mir bekannten morphologischen und ethologischen Merkmale und die geographische Verbreitung sprechen für eine Verwandtschaft der Gattung *Amadina* mit *Pytilia*, insbesondere mit *Pytilia afra, hypogrammica* und *phoenicoptera*. Verwandtschaftsbeziehungen mit den Lonchuren scheinen mir selbst auf Tribusebene unwahrscheinlich.

b) *Lepidopygia nana* Reichenbach 1862

Aufgrund der Rachenzeichnung (vgl. Abb. 5) glaubt Steiner (1961), daß diese Zwergform eine auf Madagaskar überlebende Urform der heutigen Lonchuren darstellt. Wolters (1957) vermutet auf Grund der Gefiederzeichnung eine Beziehung zu *Spermestes*. Die geringe Größe und die gegenüber den *Spermestes*-Arten fehlende Querbänderung der Körperseiten wertet er als sekundäre Spezialisierungen.

Die Verhaltensanalysen zeigen weitgehende Übereinstimmungen mit den Verhaltensmustern zahlreicher afrikanischer Prachtfinkengattungen *(Estrilda, Lagonosticta, Hypargos* und *Euodice)*. Im Gegensatz zu den mir bekannten *Lonchura*-Arten balzt *Lepidopygia* mit einem Halm. Weitere Unterschiede zu den äußerst einheitlichen Lonchuren finden sich im Sozialverhalten und im Aufbau des Gesangs und der Rufe (Kapitel IV).

Es gibt auch keine Verhaltensmerkmale, die für eine nähere Verwandtschaft zwischen *Lepidopygia* und der Gattung *Spermestes* sprechen. Die 3 kontinentalafrikanischen *Spermestes*-Arten heben sich durch ihre Rachenzeichnung (Doppelhufeisen), das Jugendgefieder, das Flügelhochstellen im Kampf und durch das Zungenpendeln als Bettelbewegung und Balzelement deutlich von den übrigen afrikanischen Prachtfinkengattungen ab. Diese speziellen Merkmale fehlen bei *Lepidopygia* vollständig. Nach dem Befund, daß ähnliche Rachenzeichnungsmuster unabhängig voneinander entstehen

Tabelle 2. Übersicht über die Merkmalsverbreitung

Merkmal	*A. fasciata*	*Lepidopygia*	*Spermestes*	*Lonchura*	Prachtfinkenarten oder Gattungen, die entsprechende Merkmale aufweisen
Morphologische Merkmale					
1. Rachenzeichnung					
Fünfpunktmuster	+	—	—	—	sehr verbreitet; z. B. *Nigrita, Granatina, Erythrura*
schwarze untere Rachenfärbung (s. S. 231)	+	—	—	—	*Pytilia*
Hufeisenmuster m. breitem äußeren Ring	—	—	—	—	*Euodice*
breiter äußerer Ring und medial-laterale Gaumenpunkte vergrößert	—	—	—	+	*Bathilda, Aidemosyne, Stizoptera, Poephila acuticauda*
Doppelhufeisen	—	—	+	—	*Heteromunia pectoralis, Odontospiza*
2. Bedunung					
stark	+	—	—	—	bei Prachtfinken verbreitet
nackt	—	+	+	+	*Euodice, Heteromunia*
3. Geschlechtsdimorphismus					
Rotfärbung am Kopf des ♂	+	—	—	—	*Pytilia*
kein Sexualdimorphismus	—	+	+	+	

Merkmal	*A. fasciata*	*Lepidopygia*	*Spermestes*	*Lonchura*	Prachtfinkenarten oder Gattungen, die entsprechende Merkmale aufweisen
Ethologische Merkmale					
1. Kampfverhalten					
Schnabelfechten	+	+	—	+	allgemeine Kampftechnik der Prachtfinken
Flügelhochstellen	—	—	+	—	*Odontospiza*
2. Balzverhalten					
Halmbalz	+	+	—	—	sehr verbreitet
Hochstoßen	—	—	+	+	*Poephila, Stizoptera, Taeniopygia, Amandava, Erythrura*
Züngeln	—	—	+	—	fehlt bei anderen Prachtfinken
3. Ort der Kopulation					
außerhalb des Nestes	+	+	—	+	sehr verbreitet
im Nest	+	—	+	—	*Mandingoa, Stagonopleura, Chloebia, Erythrura*
4. Besondere Bettelstellung					
Flügelhochstellen	—	—	+	—	*Ortygospiza, Amandava, Stizoptera, Neochmia*
5. Lautäußerungen					
einsilbiger Bettelruf	—	+	—	+	sehr verbreitet
zweisilbiger Bettelruf	+	—	+	—	*Pytilia*
♂ und ♀ singen	+	—	—	—	*Pytilia, Hypargos, Lagonosticta, Granatina, Uraeginthus, Spermophaga*
Knacker	—	—	+	+	*Cryptospiza, Granatina*
„Lonchurenstrophe"	—	—	—	+	

können und *Lepidopygia* im Verhalten und in den Gefiedermerkmalen keine nähere Übereinstimmung mit den Lonchuren zeigt, nehme ich an, daß bei *Lepidopygia* der Zusammenschluß der 3 oberen Punkte unabhängig von den Lonchuren erfolgte.

Die vorliegenden Daten lassen vermuten, daß sich *Lepidopygia* früh von den afrikanischen Prachtfinken (vielleicht von *Estrilda*-Vorfahren) getrennt und in Madagaskar weiter entwickelt hat. Diese Annahme steht in Übereinstimmung mit den tiergeographischen Befunden von Rand (1936) und Moreau (1966): Die Vogelfauna Madagaskars ist in der überwiegenden Mehrzahl in frühen Zeiten aus Afrika eingewandert und hat sich weiter differenziert. Direkte Einwanderungen aus der orientalischen Region ohne Besiedlung Afrikas sind äußerst selten. Es gibt dafür nur 4 Beispiele von z. T. wesentlich größeren Vogelarten *(Amaurornis, Ninox, Collocalia* und *Copsychus).*

c) *Lonchura*

Die von mir beobachteten 9 Lonchura-Arten *(L. punctulata, striata, spectabilis, flaviprymna, malacca, maja, grandis, castaneothorax* und *L. [Padda] oryzivora)* stellen, verglichen mit den artspezifischen Verhaltensunterschieden innerhalb von Gattungen afrikanischer Prachtfinken, eine äußerst einheitliche Prachtfinkengruppe dar. Geringfügige Unterschiede im Bewegungsmuster der Balz lassen sich nur für *L. striata* und *L. punctulata* nachweisen. Eine Auftrennung der restlichen von mir untersuchten Arten in eine *castaneothorax*-Gruppe (Mayr 1968) = Subgenus *Donacola* (Steiner 1960) und eine *flaviprymna*-Gruppe = Subgenus *Munia* läßt sich durch die vergleichend-ethologischen Befunde nicht rechtfertigen. In ökologischer Hinsicht läßt sich eine ähnlich geringe artspezifische Differenzierung für die *Lonchura*-Arten von Neuguinea nachweisen (Diamond 1972): die Analyse der Verbreitungsmuster von *L. tristissima, grandis, caniceps, castaneothorax* zeigt, daß sich diese Arten nicht oder nur geringfügig an verschiedene ökologische Nischen angepaßt hatten. Auf den Grasflächen der Rodungen lebt immer nur eine Art, und es scheint, daß diese Art die Rodung als erste besiedelt hatte.

Delacour weist darauf hin, daß der Weißbrüstige Schilffink *(Heteromunia pectoralis)* in einzelnen Merkmalen mit den Lonchuren, in anderen mit den *Zonaeginthus*- und *Erythrura*-Arten übereinstimmt. Neuerdings wird diese Art wieder in die Gattung *Lonchura* eingegliedert. *Heteromunia* weicht im Balzmuster (S. 223) in der Rachenzeichnung, Bettelstellung (S. 235) und in den Merkmalen der Gefiederzeichnung (weiße Flecken an den Federenden) sehr stark von den mir bekannten *Lonchura*-Arten ab. In Anbetracht dieser Besonderheiten scheint mir die Abtrennung als monotypische Gattung gerechtfertigt. Ich halte es für möglich, daß *Heteromunia* in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu australischen Prachtfinkengattungen *(Zonaeginthus, Emblema)* steht als zu den Lonchuren.

3. Die tiergeographischen Beziehungen zwischen aethiopischen und orientalischen Prachtfinken

Alle bisherigen Bearbeiter der Prachtfinken nahmen übereinstimmend an, daß die Estrilden in Afrika entstanden. Hier finden wir nicht nur die höchste Artenzahl, sondern auch eine reiche Radiation in verschiedene Habitusformen: grasmückenartige, dünnschnäblige Formen *(Parmoptila)*, hühnerartig ans Bodenleben angepaßte Arten *(Ortygospiza)* und kräftig gebaute, an Webervögel erinnernde Arten *(Amadina)*.

Es wird angenommen, daß die Besiedlung des orientalisch-australischen Raums in mehreren Ausbreitungswellen erfolgte. Harrison (1967) nimmt drei von Afrika ausgehende Ausbreitungswellen an: Aus der 1. Welle, aus *Estrilda-Lagonosticta*-Vorfahren, differenzierten sich in Australien die Gattungen *Zonaeginthus, Emblema, Neochmia* u. a. Aus der 2. Welle, aus *Amadina, Ortygospiza* und *Lepidopygia* ähnlichen Prachtfinken, entwickelten sich im australischen Raum die Gattungen *Poephila, Heteromunia, Taeniopygia, Stizoptera, Padda* und *Erythrura*. In der 3. Welle besiedelten *Spermestes* nahestehende Formen den hinterindischen Raum, wo sie sich in der formenreichen Gattung *Lonchura* weiter differenzierten. Während Harrison annimmt, daß die *Spermestes*-Arten sich in Afrika entwickelt hatten, leitet Steiner (1952) diese Arten von einer aus der orientalischen Region eingewanderten *Lonchura*-Art ab.

Die Befunde der vergleichenden Ethologie und die Analyse der einzelnen morphologischen Merkmale liefern keine Hinweise für die Richtigkeit dieser Hypothesen: *Amadina* und *Lepidopygia* zeigen keine näheren Verhaltensübereinstimmungen mit den mir bekannten *Lonchura*-Arten, während ihnen gleichzeitig viele bei afrikanischen Arten verbreitete Merkmale eigen sind. Auch für die von Steiner und von Harrison angenommene Beziehung von *Spermestes* zu *Lonchura*-Arten finden sich weder im morphologischen noch im ethologischen Bereich Übereinstimmungen in homologen Merkmalssystemen (vgl. Tab. 2). Die Übereinstimmungen zwischen den afrikanischen und asiatischen Prachtfinken in Schnabelformen, Gefiederfarben und Körpergestalt beruhen nach meiner Ansicht auf einer Parallelentwicklung, die möglicherweise durch die gesellige Lebensweise und die ausgeprägte Granivorie dieser Vögel bedingt ist.

In Anbetracht der Gemeinsamkeit von zahlreichen Einzelmerkmalen halte ich es für gerechtfertigt, die früher von den übrigen aethiopischen Prachtfinken (Estrildae) abgetrennten Gattungen *Amadina, Lepidopygia* und *Spermestes* in diese Tribus einzubeziehen. Die Abgrenzung aller afrikanischen Prachtfinken von den übrigen Vertretern der Estrildidae (Poephilae und Lonchurae) in der Tribus Estrildae erscheint mir als eine die tatsächlichen phylogenetischen Verhältnisse widerspiegelnde Einteilung.

4. Die taxonomische Bedeutung von ethologischen Merkmalen, Gattungsabgrenzung

Die bisher vorliegenden ethologischen Befunde an Prachtfinken besitzen für die Bewertung von Verwandtschaftsbeziehungen von nahverwandten Arten (innerhalb von Gattungen) eine sehr sichere taxonomische Aussagekraft *(Estrilda,* Kunkel 1967; *Pytilia,* Nicolai 1968; *Spermestes,* Güttinger 1970; *Lonchura* siehe S. 239; *Poephila, Zann,* im Druck). Es sind hauptsächlich geringfügige quantitative Verhaltensunterschiede zu beobachten während in bezug auf die Form und die Folge der Bewegung innerhalb einer Gattung nahezu identische Muster auftreten. Die Gattungseinteilung der Prachtfinken, die im letzten Jahrhundert ausschließlich auf Grund von Balgstudien in Museen ohne Kenntnisse der Biologie und des Verhaltens vorgenommen wurde, wird jetzt durch die Verhaltensuntersuchung als phylogenetisch sinnvolle Gliederung bestätigt. Dieser Befund ist ein Argument für die früher geübte enge Fassung der Genera. Die von den modernen Revisoren nicht nur bei Prachtfinken vorgenommene Bündelung von unterschiedlich differenzierten Arten zu artenreichen Gattungen erweist sich durch Detailuntersuchungen als eine willkürliche Sammlung von Arten. Die Aussagen über die phylogenetischen Beziehungen werden infolge der zahlreichen Parallelbildungen und Neukombinationen der Verhaltenselemente mit zunehmender Verwandtschaftsentfernung unsicherer; während es zwar bei den sicher älteren afrikanischen Estrildae gelingt, ein Grundmuster der Balz und der einzelnen Rufe zu erkennen, unterscheiden sich aber innerhalb der Lonchurae die verwandten Gattungen *Lonchura* und *Erythrura* (Güttinger 1972) so stark, daß es nur schwerlich gelingt, entsprechende Muster miteinander zu vergleichen.

Zusammenfassung

Die ethologischen Untersuchungen an den Prachtfinkenarten *Amadina fasciata, Lepidopygia nana* und an 9 *Lonchura*-Arten ergaben folgende Resultate:

1. *Amadina* ist nahe verwandt mit der Gattung *Pytilia.* Es gibt keine Hinweise für nähere Beziehungen zu asiatischen Prachtfinkenarten *(Lonchura).*

2. *Lepidopygia,* der einzige Prachtfink von Madagaskar, zeigt ursprüngliche Verhaltensweisen, wie sie für viele afrikanische Prachtfinken typisch sind. Weder die Verhaltensmerkmale noch das Rachenzeichnungsmuster sprechen für eine enge Beziehung zur Gattung *Spermestes.*

3. Die untersuchten 9 *Lonchura*-Arten stellen ethologisch und morphologisch eine sehr einheitliche Gruppe dar. *Heteromunia* hebt sich ethologisch auch auf Grund der Rachenzeichnung von dieser Gruppe ab.

4. Für eine direkte Verwandtschaftsbeziehung der *Lonchura*-Arten mit *Lepidopygia, Spermestes* und *Amadina* wurden keine Hinweise gefunden.

5. Bei *Amadina fasciata* singen ♂ und ♀ während des Jugendgesangs ungefähr gleich häufig. Nach der Verpaarung singen die ♀ nur noch selten. Der Gesang der ♀ bleibt auf einer jugendlichen Differenzierungsstufe stehen. Von japanischen Mövchen aufgezogene *Amadina fasciata* können in Einzelfällen die Distanzrufe der Pflegeeltern lernen und situationsgerecht gebrauchen.
6. *Amadina* erreicht zwischen dem 130.—150. Lebenstag die Geschlechtsreife. Bei *Lepidopygia* und *Lonchura* tritt die Geschlechtsreife wesentlich später ein.

Summary

Ethology and Taxonomy of the Genera *Amadina, Lepidopygia* and *Lonchura* (Estrildid Finches).

The behaviour patterns and vocalisations of *Amadina fasciata, Lepidopygia nana* and 9 species of the genus *Lonchura* observed in captivity have been studied in order to contribute to the question of the phylogeny and the systematic position of these species.

The following conclusions were reached:

1. *Amadina* is closely related to the genus *Pytilia*. There is no close phylogenetic relationship between the Ethiopian genus *Amadina* and the Oriental genus *Lonchura*.
2. *Lepidopygia nana*, the only Estrildid species in Madagascar, shows primitive behaviour patterns, which are typical for the majority of the Ethiopian Estrildids. Neither the behaviour patterns nor the palate markings of the nestlings are identical or similar between the African genus *Spermestes* and *Lepidopygia*. For *Lepidopygia* a longer period of independant evolution from the African stock of Estrildids is postulated.
3. The 9 studied species of the genus *Lonchura* are very uniform. *Heteromunia pectoralis* stands apart not only in the behaviour patterns but also in the palate markings.
4. There is no close phylogenetic relationship between *Lepidopygia* and *Lonchura*. The morphological resemblance between the two genera of Estrildids must be based upon convergent evolution.
5. In *Amadina fasciata*, males and females sing regularly during the period of juvenile song. After pair formation, singing females are rarely observed. The song of adult females remains on a juvenile differentiation level, with high variation. The contact calls of *Amadina* can be influenced by learning from alien species (Bengalese finches). This species reaches sexual maturity between the 130th and the 150th day of life.

Literatur

Delacour, J. (1943): A Revision of the subfamily Estrildinae of the Family Ploceidae. Zoologica 28: 69—86.

Diamond, J. M. (1972): Avifauna of the eastern Highlands of New Guinea. Cambridge, Massachusetts.

Glatthaar, R., und V. Ziswiler (1971): Ontogenie und Histologie der Rachenzeichnung bei Prachtfinken (Estrildidae). Rev. Suisse Zool. 78: 1222—1230.

Güttinger, H. R. (1970): Zur Evolution von Verhaltensweisen und Lautäußerungen bei Prachtfinken (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 27: 1011—1075.

— (1972): Zur Ethologie der Papageiamadinen. In V. Ziswiler, H. R. Güttinger und H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson. (Aves, Passeres, Estrildidae). Bonn. zool. Monogr. 2.

— (1973): Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 32: 374—385.

— und J. Nicolai (1973): Struktur und Funktion der Rufe bei Prachtfinken (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 33: 319—334.

Harrison, C. J. O. (1967): Apparent zoogeographical dispersal patterns in two avian families. 2. Estrildidae. Bull. Brit. Orn. Cl. 87: 63—72.

Immelmann, K. (1962): Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken. Zool. Jb., Syst. 90: 1—196.

— (1969): Song development in the Zebra Finch and other Estrildid Finches. In: Bird vocalizations, ed. R. A. Hinde. Cambridge.

Kaltenhäuser, D. (1971): Über Evolutionsvorgänge in der Schwimmentenbalz. Z. Tierpsychol. 29: 481—540.

Kunkel, P. (1959): Zum Verhalten einiger Prachtfinken (Estrildidae). Z. Tierpsychol. 16: 302—350.

— (1967): Displays facilitating sociability of the Genera *Estrilda* and *Lagonosticta*. Behaviour 29: 237—261.

Landolt, R., R. Burkard und V. Ziswiler (1975): Ethologische und morphologische Beobachtungen an der Rotohramadine *Zonaeginthus oculatus*. Bonn. Zool. Beitr. 26: 199—216.

Mayr, E. (1968): The Sequence of genera in the Estrildidae (Aves). Breviora 287: 1—14.

Meyer, O. (1930): Übersicht über die Brutzeiten der Vögel auf der Insel Vuatom (New Britain). J. Orn. 78: 19—38.

Moreau, R. E. (1966): The bird Fauna of Africa and its islands. New York.

Morris, D. (1958): The comparative ethology of Grassfinches (Erythrurae) and Mannikins (Amadinae). Proc. Zool. Soc. London 131: 389—439.

Nicolai, J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Z. Tierpsychol. 21: 129—204.

— (1968): Die Schnabelfärbung als potentieller Isolationsfaktor zwischen *Pytilia phoenicoptera* Swainson und *Pytilia lineata* Heuglin *(Estrildidae)*. J. Orn. 109: 450—461.

— (1969): Beobachtungen an Paradieswitwen *(Steganura paradisaea* L., *Steganura obtusa* Chapin) und der Strohwitwe *(Tetraenura fischeri* Reichenow) in Ostafrika. J. Orn. 110: 421—447.

Payne, R. B. (1973): Vocal mimicry of the paradise whydahs *(Vidua)* and the response of female whydahs to the songs of their hosts *(Pytilia)* and their mimics. Anim. Behav. 21: 762—771.

Rand, A. L. (1936): The distribution and habits of Madagascar Birds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 72: 143—499.

Simpson, G. G. (1969): The major feature of Evolution. Columbia University Press.

Someren, V. D. van (1947): Field notes on some Madagascar Birds. Ibis 89: 235—367.

— und G. R. L. van Someren (1945): Evacuated weaver colonies and notes on the breeding ecology of *Euodice cantans* and *Amadina fasciata*. Ibis 87: 33—44.

Sossinka, R. (1974): Quantitative Untersuchungen zur sexuellen Reifung des Zebrafinken *Taeniopygia castanotis*. Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 344—347.

Steiner, H. (1952): Vererbungsstudien an Vogelbastarden. Arch. Julius-Klaus-Stiftung f. Vererbungsf. 27: 119—137.

— (1960): Klassifikation der Prachtfinken, Spermestinae, auf Grund der Rachenzeichnung ihrer Nestlinge. J. Orn. 101: 92—112.

Wolters, H. E. (1957): Die Klassifikation der Webefinken (Estrildidae). Bonn. Zool. Beitr. 8: 90—129.

Zahn, R. (in Druck): Inter- and intraspecific variation in the courtship of three species of Grassfinches of the subgenus *Poephila*.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. R. Güttinger, Fachbereich Biologie, Universität Kaiserslautern, Postfach 3049, 6750 Kaiserslautern.